桂林喀斯特石山檵木群落不同恢复阶段种间联结研究

菅瑞[1,2,3]，马姜明[1,2,3*]，莫燕华[1,2,3]，王永琪[1,2,3]，秦佳双[1,2,3]，潘小梅[1,2,3]

（1. 广西师范大学可持续发展创新研究院，广西 桂林 541006；2.珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室，广西 桂林 541006；3. 广西师范大学生命科学学院，广西 桂林 541006）

摘要：为揭示桂林喀斯特石山檵木群落自然恢复过程中不同阶段主要物种种间相互作用变化规律，采用空间代替时间的方法，通过多物种间的总体关联显著性检验、x^2统计量分析和*Spearman*秩相关检验对桂林喀斯特石山檵木群落不同恢复阶段主要物种进行种间联结分析，结果表明：(1) 在灌木阶段，主要物种种间关系呈不显著负相关；在乔灌阶段，乔木层主要物种种间呈不显著负相关，灌木层主要物种种间呈不显著正相关；在小乔林阶段，乔木层和灌木层主要物种种间均呈不显著正相关。随着檵木群落的自然恢复，乔木层和灌木层正联结种对所占比例均呈上升的趋势，但这种正联结关系发展缓慢。(2) x^2统计量分析与*Spearman*秩相关系数检验均表明，檵木群落不同恢复阶段的乔木层和灌木层大部分物种种对间均未达到显著相关，种间联结较为松散，各个物种独立性较强。上述结果表明所研究的檵木群落3个阶段还是处于群落发展的相对较低的阶段。

关键词：种间联结，檵木群落，桂林喀斯特石山

中图分类号：Q948　　　　文献标识码：A　　　　文章编号：

Inter-specific Associations among Restoration Stages of *Loropetalum chinense* Communities in Karst Hills of Guilin

JIAN Rui[1,2,3], MA Jiangming[1,2,3*], MO Yanhua[1,2,3], WANG Yongqi[1,2,3], QIN Jiashuang[1,2,3], PAN Xiaomei[1,2,3]

(1. *Institute for Sustainable Development and Innovation, Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education*, Guilin 541006, Guangxi, China; 3.*College of Life Sciences, Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: To reveal the interaction of *Loropetalum chinense* communities in karst hills of Guilin between different recovery stages of change, the typical sample plots were selected by the concept of space instead of time, analysis about the inter-specific associations at different restoration stages of the *L. chinense* communities in karst hills of Guilin was carried out by means of the significance test of the overall association among multi-species, the measurement of x^2 statistics and the *Spearman* rank correlation test. The results showed that: (1) From the shrub stage, the overall inter-species relationship was no significant negative correlation. From shrub to tree stage,

收稿日期：2019-10-17

基金项目：国家自然科学基金(31660197)；桂林市科学研究与技术开发计划项目(20190205; 20180107-3)；广西研究生教育创新计划项目(XYCSZ2019081) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660197); Guilin Scientific Research and Technology Development Program (20190205; 20180107-3); Innovation Program of Guangxi Graduate Education (XYCSZ2019081)]。

作者简介：菅瑞(1995-)，女，山西河曲人，硕士研究生，主要从事恢复生态学研究，(E-mail) jarry2020@163.com。

***通信作者：**马姜明，博士，教授，硕士研究生导师，主要从事退化生态系统的恢复与重建研究，(E-mail) mjming03@163.com。

the overall inter-species relationship in the shrub layer was no significant positive correlation while that in the tree layer was no significant negative correlation. While from the small tree stage, the overall inter-species relationships in the shrub layer and tree layer were no significant positive correlation equally. In the process of natural restoration of *L. chinense* communities, the proportions of positive associative species in the tree layer and shrub layer showed an upward trend equally but was processed at a slow pace. (2) The results of the x^2 statistics and the *Spearman* rank correlation test indicated that most species pairs in the tree layer and shrub layer were not significantly correlated. The inter-species association was relatively loose and each species was comparatively independent. The above results showed that three stages studied in the *L. chinense* communities were still in a relatively low stage of community development.

Key Words: inter-species association, *Loropetalum chinense* communities, karst hills of Guilin

种间联结是指不同物种在空间分布上的相互关联性，能有效反映物种间的关系与相互作用，是植物群落重要的数量和结构特征之一，也是植物种群学和群落生态学的重要研究内容（王伯荪等，1995；张忠华等，2007）。由于不同物种对生境的需求不同，物种之间的相互关系也复杂多样，既有互助性的（Benard & Toft，2008），也有对抗性的（Jing et al.，2015）。近年来，种间关系的研究多采用定性和定量结合的方式来描述，常与群落多样性（张艺帆等，2019）、空间分布格局（陈霞等，2018；Zhao et al.，2018）、群落演替（Gu et al.，2017）等其它生态学问题相结合研究。群落种间联结性随群落的演替不断变化。种间联结与群落演替结合分析，有助于了解单个群落的组成、结构、功能，判断特定群落的稳定性，同时对演替进程中自然植被的恢复与重建、生物多样性保护以及退化生态系统的防治具有重要的理论意义（徐满厚等，2016）。

目前，许多学者对不同恢复阶段植物群落的种间联结性进行了研究，如在喀斯特森林优势乔木树种研究中表明群落的总体种间关联性从乔灌过渡阶段的无关联性、到乔林阶段呈正关联性到顶极阶段呈显著正关联性，反映了树种经种间充分竞争，逐渐形成相互依存关系的发展过程（张岗岗等，2015）。在海南岛铜鼓岭热带常绿季雨矮林研究显示，演替前期灌木林群落因为得到有效保护群落总体呈现出显著正联结；演替后期群落种间负联结比例降低，正联结的比例增加，表明群落演替朝着有利于物种稳定共存的方向发展（杨琦等，2014）。在海南岛热带山地雨林不同阶段群落优势种的研究中表明群落在演替前期，群落内所有树种间总体呈不显著正联结，发展至演替后期达到显著正联结（王文进等，2007）。

桂林为广西喀斯特石山集中分布的地区之一（刘彦随等，2006）。由于喀斯特石山岩石裸露率高、成土条件差、生态环境脆弱，植被恢复和重建逐步成为解决喀斯特石漠化问题的关键（李先琨等，2008），而探讨群落中物种之间的相互关系是进行人工促进加速植被恢复与重建的前提。以檵木为建群种形成的檵木群落，广泛分布于桂林喀斯特石山。随着自然演替的进行，目前已经形成了不同的自然恢复阶段（马姜明等，2013）。当前，有关檵木群落的研究主要围绕凋落物储量及持水特性（曾昭霞等，2011）、生态位（马姜明等，2012）、物种组成和多样性（马姜明等，2013）、根际土壤生态化学计量学特征（梁月明等，2017）、凋落物分解（覃扬浍等，2017；苏静等，2018）、生物量模型构建及分配格局（张雅君等，2018）、叶性状（莫燕华等，2018）和空间分布格局（涂洪润等，2019）等方面，但关于檵木群落的种间关系及其随自然恢复的变化的研究仍鲜见报道。

桂林喀斯特石山檵木群落各个阶段主要物种的种间具有怎样的种间关联特征？檵木群落自然演替过程中，不同阶段的种间关系是如何变化？基于这些问题的思考，该研究通过多物种间的总体关联显著性检验、x^2 统计量分析和 *Spearman* 秩相关检验，对檵木群落不同恢复阶段物种的种间联结性进行分析，用静态的种间联结性来探讨檵木群落种间关系的长期动

态变化，进而了解檵木群落的群落学特征，推断檵木群落主要物种在群落中的地位以及群落发展动态，为加速檵木群落的恢复演替进程提供科学依据。

1 研究地区自然概况

研究地位于桂林市象山区西村，地理位置为110° 15'E，25° 12'N，海拔150~280m。该地属亚热带气候，降雨量充沛，年平均气温为18.9℃，8月最热，月平均气温为28℃，1月最冷，月平均气温7.8℃，日照时数1670h，年平均蒸发量1490~1905 mm。该地为典型的喀斯特岩溶地貌，岩石裸露率高，受其特殊环境的影响，研究区常以灌丛为主。

2 研究方法

2.1 样方设置

喀斯特石山地形复杂，土被不连续，空间异质性大。因此，在全面踏查的基础上，选择有代表性的檵木群落设置样方，采用空间代替时间的方法将檵木群落分为的灌木阶段、乔灌阶段和小乔林阶段（马姜明等，2012），样方基本情况见表1，在乔灌阶段和小乔林阶段设置了4个20m×20m的样方，在每个20m×20m的样方中又划分为4个10m×10m的小样方。灌木阶段设置了4个10m×10m的样方，每个10m×10m的大样方划分又为4个5m×5m的小样方。调查记录物种种类、株数、树高、胸径、基径、冠幅和坐标，同时记录各样地生境因子：坡向、坡度、海拔和岩石裸露率等。本研究涉及的不同恢复阶段的檵木群落样方为本课题组的长期固定样方。

表1 檵木群落样方基本情况

Table 1 Basic conditions of sampling sites of *Loropetalum chinense* communities

恢复阶段 Restoration stage	坡向 Slope aspect	坡度 Slope gradient	坡位 Slope position	海拔 Altitude (m)	岩石裸露率 Rock bare rate(%)	群落高度 Community height(m)
灌木阶段 Shrub stage	E	15° ~20°	下坡 Down slope	150~200	30~40	1.16±0.12
乔灌阶段 Shrub to tree stage	E	20° ~25°	中坡 Middle slope	200~250	30~35	3.92±0.44
小乔林阶段 Small tree stage	SE. E	15° ~20°	上坡 Up slope	220~280	25~30	4.09±0.62

2.2 数据处理

目前，种间联结的测定方法有很多，主要包含三种：多物种种间联结显著性检验、成对物种种间联结测定指标以及用样方中出现的个体数测算联结值（白欢欢，2018）。为了方便计算，本研究分别选取了不同恢复阶段乔木层和灌木层中重要值大于1的树种（表2），采用多物种间的总体关联显著性检验、x^2统计量分析和*Spearman*秩相关检验对檵木群落不同恢复阶段乔木层和灌木层种群的种间联结性进行分析。

表2 檵木群落主要物种种名及缩写

Table 2 Name and abbreviation of main species of *Loropetalum chinense* communities

缩写 Abbreviation	种名 Species	全称 Name	缩写 Abbreviati	种名 Species	全称 Name
Lc	檵木	*Loropetalum chinense*	*Sr*	皱叶雀梅藤	*Sageretia rugosa*
Bc	龙须藤	*Bauhinia championii*	*Cb*	阴香	*Cinnamomum burmanni*
Sc	麻叶绣线菊	*Spiraea cantoniensis*	*Mc*	灰毛崖豆藤	*Milletia cinerea*
At	红背山麻杆	*Alchornea trewioides*	*Ct*	小巴豆	*Croton tiglium*
Pl	圆果化香	*Platycarya longipes*	*Rc*T	小果蔷薇	*Rosa cymosa*
De	紫凌木	*Decaspermum esquirolli*	*Sa*	尖叶菝葜	*Smilax arisanensis*

Pf	火棘	*Pyracantha fortuneana*	*Ib*	刺冬青	*Ilex aquicolium*
Pc	黄连木	*Pistacia chinensis*	*Rl*	钩齿鼠李	*Rhamnus lamprophylla*
Ss	白马骨	*Serissa serissoides*	*Rc*	盐肤木	*Rhus chinensis*
Gb	小花扁担杆	*Grewia biloba*	*Mp*	疏叶崖豆	*Millettia pulchra*
Za	竹叶椒	*Zanthoxylum armatum*	*Ss*H	无柄五层龙	*Salacia sessiliflora*
Vn	黄荆	*Vitex negundo*	*Ma*	苦楝	*Melia azedarach*
Pp	扁片海桐	*Pittosporum planilobum*	*Lf*	枫香	*Liquidambar formosana*
Fs	一叶萩	*Flueggea suffruticosa*	*Up*	榔榆	*Ulmus parvifolia*
Hm	金丝桃	*Hypericum monogynum*	*Xc*	南岭柞木	*Xylosma controversum*
Mr	石岩枫	*Mallotus repandus*	*Ak*	山槐	*Albizia kalkora*
Cm	毛柱铁线莲	*Clematis meyeniana*	*Cs*	石山樟	*Cmnamomum saxitilis*
Ap	水团花	*Adina pilulifera*	*Ct*R	风箱树	*Cephalanthus tetrandrus*
*Rl*S	薄叶鼠李	*Rhamnus leptophylla*			

2.2.1 多物种间总体关联显著性检验

多物种间总体关联显著性可以从整体上来反映物种群落中所有物种的关联程度。根据 Schluter（1984）提出的种间联结指数（*VR*）来测定，计算公式为：

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^{S} P_i(1-P_i)$$

$$P_i = n_i / N$$

$$S_T^2 = \frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}(T_j - t)^2$$

$$VR = \frac{S_T^2}{\delta_T^2}$$

$$W = N \times VR$$

式中，S 为调查地区总的物种数，P_i 为 i 物种出现的频度，N 为总的样方数，n_i 为物种 i 出现的样方数，T_j 为样方 j 内出现的物种总数，t 为全部样方物种的平均数，δ_T^2 为所有物种出现频度的方差，S_T^2 为所有样方物种数的方差。

在独立性零假设条件下，群落中所有物种总体的联结指数 *VR* 期望值为 1. 若 *VR*=1，接受零假设，群落种间总体无联结；若 *VR*>1，否定零假设，群落物种间总体表现正联结；若 *VR*<1，则群落物种之间表现负联结。*VR* 值偏离 1 的显著程度采用统计量 *W* 来检验，如果 $W > x^2_{0.05(N)}$ 或 $W < x^2_{0.95(N)}$，则物种间总体联结显著（*P*<0.05），反之，$x^2_{0.95(N)} < W < x^2_{0.05(N)}$，物种间总体联结不显著（*P*>0.05）。

2.2.2 x^2 统计量分析

种间联结的测定以成对物种在样方中的存在与不存在为依据，计算各种对的 a、b、c、d 值，a 为种 x 和 y 均出现的样方数，b 为仅有种 x 出现的样方数，c 为仅有种 y 出现的样方数，d 为种 x 和 y 均不出现的样方数，将统计结果排列成 2×2 联列。

本实验的取样为非连续性取样，x^2 的理论分布是一连续分布曲线，因而我们需要将 x^2 值数据采用 Yates 的连续校正（王伯荪，彭少麟，1985）公式计算：

$$x^2 = \frac{N(|ad-bc|-0.5N)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

式中，N 为取样总数。当 $x^2<3.841$ 时（p>0.05），差异不显著，种间联结独立；当 $3.841\le x^2<6.635$（即 $0.01<p\le 0.05$）时，差异显著，种间有一定的生态联结；当 $x^2\ge 6.635$ 时，（即 $p\le 0.01$），差异极显著，种间有较强的生态联结。x^2 是偏斜分布（贵州农学院主编，1980），本身没有负值，判断正、负联结的方法是：若 ad-bc>0 为正联结，若 ad-bc<0 为负联结。当某一个种的频度为 100%时，应给该种一个加权值，令它在式中的 b, d 值均为 1，这样更接近两个种之间的实际联结情况。

2.2.3 *Spearman* 秩相关检验

Spearman 秩相关检验是基于数量数据而非二元数据的计算，能清楚地反映物种之间相伴出现的概率，是对 x^2 检验的补充和完善，本研究利用乔木层、灌木层主要物种的多度值作为 *Spearman* 秩相关系数的数量指标，对种对间的关系进行定量分析。*Spearman* 相关系数 r_{ik} 计算公式（张金屯，2018）如下：

$$r(i,k) = 1 - \frac{6\sum_{j=1}^{N}(x_{ij}-\overline{x}_i)^2(x_{kj}-\overline{x}_k)^2}{N^3 - N}$$

式中，N 为样方数，x_{ij} 为种 i 在样方 j 中的秩；x_{kj} 为种 k 在样方 j 中的秩。

3 结果与分析

3.1 多物种间总体关联显著性检验

不同恢复阶段多物种间总体关联显著性检验结果表明（表 3），在檵木群落自然恢复的灌木阶段，主要物种种间关系呈不显著负相关；在乔灌阶段，乔木层主要物种种间关系呈不显著负相关，灌木层主要物种种间关系呈不显著正相关；在小乔林阶段，灌木层和乔木层主要物种种间关系均呈不显著正相关。随着檵木群落的自然恢复，乔木层主要物种正负关联比呈增加趋势（0.82→1.56），灌木层正负关联比总体呈增加趋势（0.62→1.34→1.05），这表明檵木群落自然恢复过程中乔木层和灌木层物种间关系趋于稳定。

表 3 不同恢复阶段多物种间总体关联显著性检验

Table 3 Significance test of the multi-species′ overall association at different restoration stages

恢复阶段 Restoration stage	群落层次 Layers of community	方差比率比例 Variance ratio(*VR*)	检验统计量 *W* Test statistics *W*	x^2 临界值 x^2 threshold ($x^2_{0.95}$, $x^2_{0.05}$)	检验结果 Results
灌木阶段 Shrub stage	灌木层 Shrub layer	0.62	9.92	(7.96, 26.3)	不显著负关联 No significant negative correlation
乔灌阶段 Shrub to tree stage	乔木层 Tree layer	0.82	13.12	(7.96, 26.3)	不显著负关联 No significant negative correlation
	灌木层 Shrub layer	1.34	21.44	(7.96, 26.3)	不显著正关联 No significant positive correlation
小乔林阶段 Small tree stage	乔木层 Tree layer	1.56	24.96	(7.96, 26.3)	不显著正关联 No significant positive correlation
	灌木层 Shrub layer	1.05	16.80	(7.96, 26.3)	不显著正关联 No significant positive correlation

3.2 x^2 统计量分析

3.2.1 乔木层种群 x^2 统计量分析

表 4 不同恢复阶段乔木层种群 x^2 统计量分析结果

Table 4 Results of x^2 statistics in tree layer species at different restoration stages

恢复阶段 Restoration stage	正联结 Positive association			负联结 Negative association			无联结 No association
	极显著 Distinctly significant	显著 Significant	总数 Sum	极显著 Distinctly significant	显著 Significant	总数 Sum	总数 Sum
乔灌阶段 Shrub to tree stage	0 (0%)	0 (0%)	12 (33.33%)	0 (0%)	0 (0%)	24 (66.67%)	0 (0%)
小乔林阶段 Small tree stage	0 (0%)	0 (0%)	37 (47.44%)	0 (0%)	0 (0%)	36 (46.15%)	5 (6.41%)

檵木群落乔木层种群 x^2 统计量分析结果表明，乔灌阶段和小乔林阶段乔木层种对间均未达到显著相关（图 1、图 2）。乔灌阶段，负联结所占比例大于正联结；小乔林阶段，正联结所占比例大于负联结，这一结果与总体联结性检验结果一致。群落在自然恢复过程中，正联结所占比例从 33.33% （乔灌阶段）增加到 47.44%（小乔林阶段），说明乔木层正联结种对所占比例呈现上升趋势（表 4）。

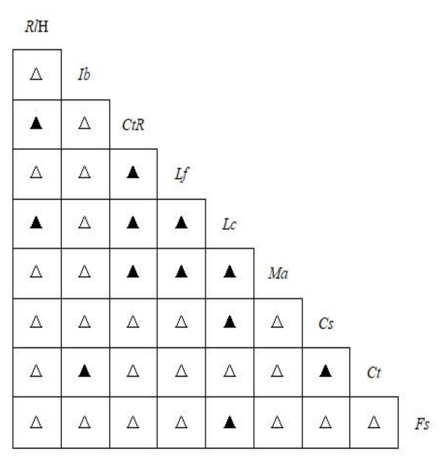


图 1 乔灌阶段乔木层种群 x^2 统计量半矩阵图

Fig. 1 Semi-matrix of interspecific correction x^2 statistics of main population in tree layer in shrub to tree stage

图 2 小乔林阶段乔木层种群 x^2 统计量半矩阵图

Fig. 2 Semi-matrix of interspecific correction x^2 statistics of main population in tree layer in small tree stage

注：★极显著正联结；◆显著正联结；▲不显著正联结；☆极显著负联结；◇显著负联结；△不显著负联结；×无联结。

Note: ★Distinctly significant positive association; ◆Significant positive association; ▲No significant positive association; ☆Distinctly significant negative association; ◇Significant negative association; △No significant negative association; ×No association.

3.2.2 灌木层种群 x^2 统计量分析

表 5 不同恢复阶段灌木层种群 x^2 统计量分析结果

Table 5 Results of x^2 statistics in shrub layer species at different restoration stages

恢复阶段 Restoration stage	正联结 Positive association			负联结 Negative association			无联结 No association
	极显著 Distinctly significant	显著 Significant	总数 Sum	极显著 Distinctly significant	显著 Significant	总数 Sum	总数 Sum
灌木阶段 Shrub stage	3 (1.30%)	10 (4.33%)	135 (58.44%)	4 (1.73%)	9 (3.90%)	88 (38.10%)	8 (3.46%)
乔灌阶段 Shrub to tree stage	4 (2.34%)	5 (2.92%)	98 (57.31%)	2 (1.17%)	3 (1.75%)	73 (42.69%)	0 (0%)
小乔林阶段 Small tree stage	0 (0%)	0 (0%)	74 (61.67%)	0 (0%)	0 (0%)	42 (35%)	4 (3.33%)

檵木群落灌木层种群 x^2 统计量分析结果表明，3 个恢复阶段灌木层达到显著联结水平的种对占总对数的比例分别为 11.26%，8.18%和 0%（表 5），说明各恢复阶段灌木层的大部分种对间均未达到显著相关（图 3、图 4、图 5），正联结所占比例均大于负联结。群落在自然恢复过程中，灌木层正联结所占比例从 58.44%（灌木阶段）转变到 57.31%（乔灌阶段），到小乔林阶段，增加到 61.67%（表 5），说明灌木层正联结种对所占的比例在乔灌阶段虽略有下降，但从总体的恢复进程来看，呈现上升趋势，表明灌木层物种种间关系与乔木层表现出一致的趋势。

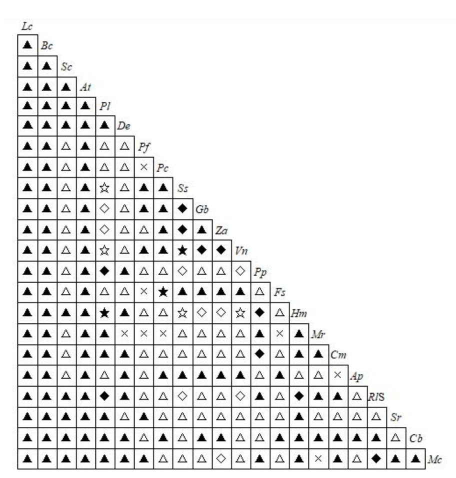


图 3 灌木阶段灌木层种群 x^2 统计量半矩阵图

Fig. 3 Semi-matrix of interspecific correction x^2 statistics of main population in shrub layer in shrub stage

图 4 乔灌阶段灌木层种群 x^2 统计量半矩阵图

Fig. 4 Semi-matrix of interspecific correction x^2 statistics of main population in shrub layer in shrub to tree stage

图 5 小乔林阶段灌木层种群 x^2 统计量半矩阵图

Fig. 5 Semi-matrix of interspecific correction x^2 statistics of main population in shrub layer in small tree stage

注：★极显著正联结；◆显著正联结；▲不显著正联结；☆极显著负联结；◇显著负联结；△不显著负联结；×无联结。

Note: ★Distinctly significant positive association; ◆Significant positive association; ▲No significant positive association; ☆Distinctly significant negative association; ◇Significant negative association; △No significant negative association; ×No association.

3.3 *Spearman* 秩相关系数检验

3.3.1 乔木层种群 *Spearman* 秩相关系数检验

檵木群落乔木层种群 *Spearman* 秩相关系数检验表明，乔灌阶段和小乔林阶段乔木层达到显著联结水平的种对占总对数的比例分别为 13.89%和 6.41%（表 6），大部分物种种对间均未达到显著相关，种间联结较为松散，各个物种独立性较强。在乔灌阶段，枫香与苦楝、风箱树与枫香、风箱树与苦楝、薄叶鼠李与风箱树的正相关性呈极显著水平，檵木与小巴豆的负相关性呈现极显著水平（图 6）；在小乔林阶段，扁片海桐与南岭柞木、扁片海桐与小果蔷薇、南岭柞木与小果蔷薇、小巴豆与山槐、一叶萩与榔榆的正相关性均呈现极显著水平（图 7）。群落在自然恢复过程中，正联结比例从 33.33%（乔灌阶段）增加到 66.67%（小

乔林阶段），说明乔木层正联结比例呈现上升趋势（表 6），这与 x^2 分析结果一致。

表 6 不同恢复阶段乔木层种群 *Spearman* 秩相关系数检验结果

Table 6 Results of the *Spearman* rank correlation test in shrub layer species at different restoration stages

恢复阶段 Restoration stage	正联结 Positive association			负联结 Negative association			无联结 No association
	极显著 Distinctly significant	显著 Significant	总数 Sum	极显著 Distinctly significant	显著 Significant	总数 Sum	总数 Sum
乔灌阶段 Shrub to tree stage	4 (11.11%)	0 (0%)	12 (33.33%)	1 (2.78%)	0 (0%)	24 (66.67%)	0 (0%)
小乔林阶段 Small tree stage	5 (6.41%)	0 (0%)	28 (35.90%)	0 (0%)	0 (0%)	47 (60.26%)	3 (3.85%)

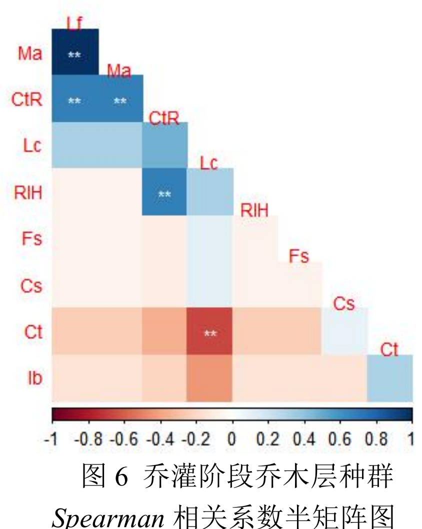


图 6 乔灌阶段乔木层种群 *Spearman* 相关系数半矩阵图

Fig. 6 Semi-matrix of the *Spearman* rank correlation test of main population in tree layer in shrub to tree stage

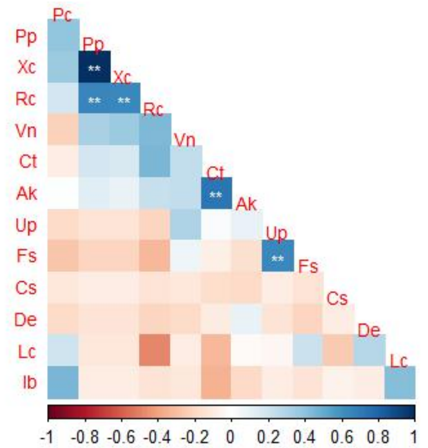


图 7 小乔林阶段乔木层种群 *Spearman* 相关系数半矩阵图

Fig. 7 Semi-matrix of the *Spearman* rank correlation test of main population in tree layer in small tree stage

注：红色表示负联结，蓝色表示正联结，白色表示无联结；**表示极显著联结，*表示显著联结。

Note: Red color for negative association; blue for positive association; white for no association; ** for distinctly significant association; * for significant association.

3.3.2 灌木层种群 *Spearman* 秩相关系数检验

檵木群落灌木层种群 *Spearman* 秩相关系数检验表明，3 个恢复阶段灌木层达到显著联结水平的种对占总对数的比例分别为 27.27%，21.63%和 5.83%（表 7），大部分种对间均未达到显著相关（图 8、图 9、图 10），种间联结较为松散，各个物种独立性较强。群落在自然恢复过程中，灌木层正联结比例从 48.05% （灌木阶段）转变到 47.95%（乔灌阶段），到小乔林阶段，增加到 50.83%（表 7）， 这与 x^2 分析结果一致。

结合 x^2 统计量检验和 *Spearman* 秩相关系数检验对灌木阶段、乔灌阶段、小乔林阶段的分析，灌木阶段圆果化香与扁片海桐、白马骨与竹叶椒、小花扁担杆与黄荆、竹叶椒与黄荆、扁片海桐与金丝桃、扁片海桐与毛柱铁线莲、薄叶鼠李与圆果化香、薄叶鼠李与灰毛崖豆藤、金丝桃与圆果化香、黄连木与一叶萩、白马骨与黄荆，均呈显著的正联结；圆果化香与白马骨、圆果化香与黄荆、金丝桃与白马骨、黄荆与金丝桃、圆果化香与小花扁担杆、圆果化香与竹叶椒、白马骨与扁片海桐、小花扁担杆与金丝桃、金丝桃与竹叶椒、竹叶椒与灰毛崖豆藤、黄荆与扁片海桐，均呈显著的负联结。乔灌阶段白马骨与阴香、白马骨与黄荆、白马骨与石岩枫、薄叶鼠李与竹叶椒、薄叶鼠李与黄荆、白马骨与竹叶椒、阴香与竹叶椒、阴香与黄荆、阴香与石岩枫，均呈显著的正联结；紫凌木与白马骨、紫凌木与薄叶鼠李、小巴豆与

阴香、紫凌木与阴香、紫凌木与竹叶椒，均呈显著负联结。

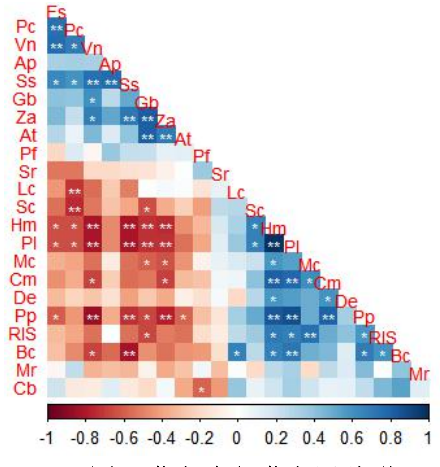


图 8 灌木阶段灌木层种群 *Spearman* 相关系数半矩阵图

Fig. 8 Semi-matrix of the *Spearman* rank correlation test of main population in shrub layer in shrub stage

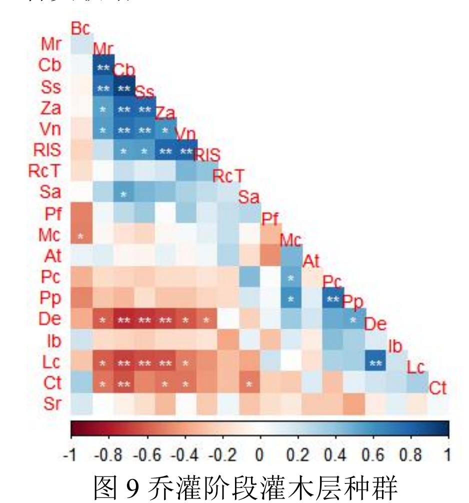


图 9 乔灌阶段灌木层种群 *Spearman* 相关系数半矩阵图

Fig. 9 Semi-matrix of the *Spearman* rank correlation test of main population in shrub layer in shrub to tree stage

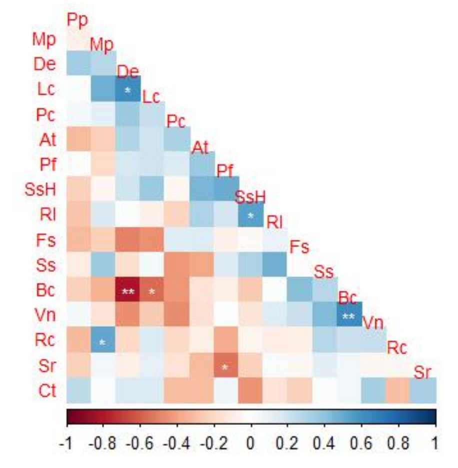


图 10 小乔林阶段灌木层种群 *Spearman* 相关系数

Fig. 10 Semi-matrix of the *Spearman* rank correlation test of main population in shrub layer in small tree stage

注：红色表示负联结，蓝色表示正联结，白色表示无联结；**表示极显著联结，*表示显著联结。

Note: Red color for negative association; blue for positive association; white for no association; ** for distinctly significant association; * for significant association.

表 7 不同恢复阶段灌木层种群 *Spearman* 秩相关系数检验结果

Table 7 Results of the *Spearman* rank correlation test in tree layer species at different restoration stages

恢复阶段 Restoration stage	正联结 Positive association			负联结 Negative association			无联结 No association
	极显著 Distinctly significant	显著 Significant	总数 Sum	极显著 Distinctly significant	显著 Significant	总数 Sum	总数 Sum
灌木阶段 Shrub stage	16 (6.93%)	18 (7.79%)	111 (48.05%)	14 (6.06%)	15 (6.49%)	118 (51.08%)	2 (0.87%)
乔灌阶段 Shrub to tree stage	11 (6.43%)	9 (5.26%)	82 (47.95%)	7 (4.09%)	10 (5.85%)	88 (51.46%)	1 (0.58%)
小乔林阶段	1	3	61	1	2	59	0

Small tree stage	(0.83%)	(2.50%)	(50.83%)	(0.83%)	(1.67%)	(49.17%)	(0%)

4 结论与讨论

4.1 种间联结与群落演替的关系

种间联结能有效地反映物种间的相互关系，是一种静态描述。而研究不同恢复阶段的种间联结能够很好地探究在群落恢复过程中物种之间相互作用的动态变化。目前，有关种间联结随群落演替的变化规律的研究结果并不统一。李帅锋等（2011）认为，随着演替进展群落中的物种总体趋向无联结；而彭舜磊等（2018）认为，随着植物群落的演替，林龄增长，群落内物种的生态位分化越来越合理，种间关系趋于正联结。导致结论不一致的原因可能与特定的群落类型和群落所处的恢复阶段等有关。本研究发现，随着檵木群落的自然恢复，乔木层总体关联性呈“不显著负联结→不显著正联结”，灌木层总体关联性呈“不显著负联结→不显著正联结→不显著正联结”，即随着檵木群落的自然恢复，乔木层和灌木层种间关系逐渐趋于正联结。在灌木阶段，岩石裸露率高，物种处在相互排除阶段，没有形成明显的垂直结构，群落高度较低，表现为不显著负联结。在乔灌阶段，群落垂直结构正处于分化阶段，乔木层不完整，乔木个体间竞争弱，乔木层种间总体关联性为不显著负联结；灌木层比灌木阶段灌木层物种种间依赖性增强，表现为不显著正联结。在小乔林阶段，群落形成较稳定的垂直结构，乔木层和灌木层种间联结性比灌木阶段和乔灌阶段均有所增强，但仍未达到显著水平，均表现为不显著正联结。檵木群落从灌木阶段到小乔林阶段，群落高度增高，岩石裸露率减小，郁闭度增强，光照梯度增强，生境互补性增强，耐荫的物种逐渐栖居于群落中，使檵木群落结构更加完善和稳定，种间关系趋于正联结，逐渐形成多物种稳定共存格局（张岗岗等，2015），这与杨春玉等（2010）对喀斯特森林恢复过程中优势乔木树种种间联结的变化趋势相一致。

x^2 统计量分析和 *Spearman* 秩相关系数检验进一步说明乔木层和灌木层正联结种对所占比例随檵木群落的不断恢复均呈上升的趋势，正负联结比例均呈上升趋势，这与杨琦等（2014）对海南岛铜鼓岭热带常绿季雨矮林 2 个演替阶段的种间联结性研究结果相似，但这种正联结关系发展相对常态地区发展缓慢，这与杨春玉等（2010）对喀斯特森林恢复过程中乔木种间联结的研究一致。本研究中檵木群落 3 个阶段乔木层和灌木层大部分物种种对间均未达到显著相关，种间联结较为松散，各个物种独立性较强，这与涂洪润等（2019）和刘润红等（2020）对喀斯特石山地区的青冈群落的乔木层和灌木层种间关联研究以及杨春玉等（2010）对喀斯特森林恢复过程中乔木种间联结的研究结果一致，喀斯特地区种间联结性均明显的低于其他常态地貌上所研究的。这可能是由于喀斯特高度的石山生境异质性影响着种间联结（张忠华等，2011）。喀斯特石山具有石漠化严重、植被覆盖率低和缺土少水等严酷的生境特征，植物对严酷的生境条件选择避免了物种对有限资源的竞争，导致物种间的生态位相互分化，各物种占据着自己的生态位。因此，不显著联结种对占绝大多数，群落中多数种对间联结性不强，相互依赖和相互竞争弱，关系松散，种间独立性相对较强，对资源和空间的竞争较缓和。檵木群落从灌木阶段到小乔林阶段群落结构及其种类组成趋向更加稳定，但总体还是处于群落发展的相对较低的阶段。

4.2 两种检验方法比较

x^2 统计量分析是基于物种是否在样方中存在的 0, 1 二元数据阵作为衡量标准，缺失了相对多度等重要信息，仅能判断是否存在关联，无法精确地反映种间关系差异性，*Spearman* 秩相关系数检验基于数量数据的一种非参数方法，对种间关系能够定量分析。x^2 统计量分析和 *Spearman* 秩相关系数检验结果具有一致性，绝大多数种对呈现不显著关联，但也存在一定差异。*Spearman* 秩相关系数检验更灵敏，这与多数学者研究结果一致（史作民等，2001）。

4.3 主要物种种间联结特征

结合 x^2 统计量检验和 *Spearman* 秩相关系数检验综合来看，灌木阶段灌木层圆果化香与扁片海桐、白马骨与黄荆等均呈显著的正联结，表明这些物种之间相互依赖；金丝桃与白马骨、黄荆与金丝桃等均呈显著的负联结，表明物种之间相互排斥，在灌木阶段对资源和环境需求方面存在较强的竞争。乔灌阶段灌木层白马骨与阴香、阴香与竹叶椒等均呈显著的正联结，表明它们在乔灌阶段种间相互依赖、相互促进生长、互利共生（Jiang et al.，2015）；紫凌木与白马骨、小巴豆与阴香等均呈显著负联结，表明物种之间相互排斥，在乔灌阶段对资源和环境需求方面存在较强的竞争。建群种檵木与大多数物种联结性不强，仅檵木与紫凌木在乔灌阶段和小乔林阶段均呈显著正联结，说明檵木与紫凌木相互依赖，相互促进生长，并将在相当长的时间协同发展，使群落向更加稳定的方向发展。生态位和种间联结均能反映物种之间的关系。种间正联结越强，生态位重叠程度越大，种间负联结越强，生态位重叠越小（史作民等，2001），这一结论在檵木群落的研究中也得到证实。*Spearman* 秩相关系数检验结果表明，乔木层的檵木和小巴豆种间联结从显著负联结到不显著负联结，说明檵木和小巴豆随着演替的进行，负联结性减弱。马姜明等（2012）对檵木群落的生态位研究表明檵木和小巴豆的生态位重叠随着演替的进行呈增大的趋势（0.6692→0.8217）。檵木和小巴豆均为阳生植物，随着演替的进行，种间关系逐步向协同发展的方向转变，并将在相当长的时间内主导群落的整体方向，由此可知从种间联结的角度探讨檵木群落随着自然恢复而发生的种间关系变化与从生态位的角度探讨具有一致性（马姜明等，2012）。

参考文献：

BAI HH, 2018. Multi-dimension nutrition ecological niche and interspecific association characteristics research of dominant wood plants of *Pinus taiwanensis* communities[D]. Beijng: Chinese Academy of Forestry. [白欢欢，2018. 黄山松群落主要木本植物营养生态位和种间联结特征研究[D]. 北京：中国林业科学研究院.]

BENARD RB, TOFT CA, 2008. Fine-scale spatial heterogeneity and seed size determine early seedling survival in a desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae)[J]. Plant Ecol, 194(2): 195-205.

CHEN X, YUAN ZX, JIN XM, et al.， 2018. Spatial distribution pattern and interspecific association of dominant tree species in a broad-leaved mixed forest on Zijin Mountain[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 42(6): 88-94. [陈霞，袁在翔，金雪梅，等，2018. 紫金山针阔混交林主要树种空间分布格局及种间关联性[J]. 南京林业大学学报(自然科学版)，42(6): 88-94.]

GU L, GONG ZW, LI WZ, 2017. Niches and interspecific associations of dominant populations in three changed stages of natural secondary forests on Loess Plateau, P.R. China[J]. Scientific Reports, 7(1): 6604.

GUIZHOU AGRICULTURAL COLLEGE, 1980. Biological Statistics Attached Experimental design: Version 2 [M]. Beijng: China Agriculture Press: 115-118. [贵州农学院主编，1980. 生物统计附试验设计：第 2 版[M]. 北京：中国农业出版社：115-118.]

JING JY, BEZEMER TM, VAN DER PUTTEN WH, 2015. Interspecific competition of early successional plant species in ex-arable fields as influenced by plant-soil feedback[J]. Basic Appl Ecol, 16(2): 112-119.

LI SF, LIU WD, SU JR, et al.， 2011. Niches and interspecific associations of dominant tree populations at different restoration stages of monsoonal broad-leaved evergreen forest[J]. Chin J Ecol, 30(3): 508-515. [李帅锋，刘万德，苏建荣，等，2011. 季风常绿阔叶林不同恢复阶段乔木优势种群生态位和种间联结[J]. 生态学杂志，30(3): 508-515.]

LI XK, HE CX, TANG JS, et al.， 2008. Evolution and ecological processes of karst

ecosystem of Guangxi[J]. Guangxi Sci, 15(1): 80-86. [李先琨，何成新，唐建生，等，2008. 广西岩溶山地生态系统特征与恢复重建[J]. 广西科学，15(1): 80-86.]

LIANG YM, LI Q, PAN FJ, et al.， 2017. Ecological stoichiometric Characteristics of *Loropetalum chinense* rhizosphere soilsat different vegetation restoration stage in karst region[J]. Bull Soil Water Conserv, 37(5): 123-127. [梁月明，李强，潘复静，等，2017. 岩溶区不同恢复阶段檵木根际土壤生态化学计量学特征[J]. 水土保持通报，37(5): 123-127.]

LIU RH, CHEN L, TU HR, et al.， 2020. Niche and interspecific association of main species in shrub layer of *Cyclobalanopsis glauca* community in karst hills of Guilin, southwest China [J/OL]. Acta Ecol Sin, 2020, 40(6): 1-15[2020-02-14]. https://kns-cnki-net.webvpn.gxnu.edu.cn/kcms/detail/11.2031.Q.20191217.0936.008.html. [刘润红，陈乐，涂洪润，等，2020. 梁士楚,姜勇,李月娟,黄冬柳,农娟丽.桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结[J/OL]. 生态学报，40(6):1-15[2020-02-14]. https://kns-cnki-net.webvpn.gxnu.edu.cn/kcms/detail/11.2031.Q.20191217.0936.008.html.]

LIU RH, JIANG Y, CHANG B, et al.， 2018. Interspecific associations and correlations among the main woody plants in a *Pterocarya stenoptera* community in a riparian zone of Lijiang River, Guilin, Southwest China[J]. Acta Ecol Sin, 38(19): 6881-6893. [刘润红，姜勇，常斌，等，2018. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种间联结与相关分析[J]. 生态学报, 38(19): 6881-6893.]

LIU YS, DENG XS, HU YC, 2006. Rocky land degradation and poverty alleviation strategy in Guangxi karst mountainous area[J]. Mt Res, 24(4): 228-233. [刘彦随，邓旭升，胡业翠，2006. 广西喀斯特山区土地石漠化与扶贫开发探析[J]. 山地学报，24(4): 228-233.]

MA JM, WU M, ZHAN TT, et al.， 2013. Changes of species composition and diversity among restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in karst area of Lijiang River valley[J]. Ecol Environ Sci, 22(1): 66-71. [马姜明，吴蒙，占婷婷，等，2013. 漓江流域岩溶区檵木群落不同恢复阶段物种组成及多样性变化[J]. 生态环境学报，22(1): 66-71.]

MA JM, ZHAN TT, MO ZY, et al.， 2012. Changes of niche among restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in karst area of Lijiang River Valley[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 32(12) : 2530－2536. [马姜明，占婷婷，莫祖英，等，2012. 漓江流域岩溶区檵木群落不同恢复阶段主要共有种生态位变化[J]. 西北植物学报，32(12): 2530-2536.]

MO YH, MA JM, SU J, et al.， 2019. Leaf traits in old-growth forest plants of *Loropetalum chinense* community in karst hills of Guilin，China[J]. Guihaia, 39(8): 1059-1068. [莫燕华，马姜明，苏静，等，2019. 桂林岩溶石山檵木群落老龄林植物叶性状[J]. 广西植物，39(8): 1059-1068.]

PENG SL, YAN XT, QI G et al.，2018. Interspecific association dynamic changes among the dominant species of *Quercus variabilis* community in Funiushan National Nature Reserve [J]. J For Environ, 38(3): 326-333. [彭舜磊，闫小婷，齐光，等，2018. 伏牛山栓皮栎群落优势种群种间关联动态分析[J]. 森林与环境学报，38(3): 326-333.]

QIN YH, MA JM, MEI JL, et al.， 2017. The initial dynamic of litter decomposition of *Loropetalum chinense* communities among different recovery stages in karst area of Lijiang River watershed[J]. Acta Ecol Sin, 37(20): 6792-6799. [覃扬浍，马姜明，梅军林，等，2017. 漓江流域岩溶区檵木群落不同恢复阶段凋落物分解初期动态[J]. 生态学报，37(20): 6792-6799.]

SCHLUTER D, 1984. A variance test for detecting species association, with some example applications[J]. Ecology, 65(3): 998-1005.

SHI ZM, LIU SR, CHENG RM, et al.，2001. Interspecific association of plant populations in

deciduous broad-leaved forest in BaoTianman [J]. Sci Silv Sin, 37(2): 29-35. [史作民，刘世荣，程瑞梅，等，2001. 宝天曼落叶阔叶林种间联结性研究[J]. 林业科学，37(2): 29-35.]

SU J, MA JM, QIN YH, et al.，2019. Effects of litter layer enzyme on litter decomposition of *Loropetalum chinense* communities at different restoration stages in karst hills of Guilin[J]. Guihaia, 39(2): 170-177. [苏静，马姜明，覃扬浍，等，2019. 桂林岩溶石山檵木群落不同恢复阶段凋落物层酶对凋落物分解的影响[J]. 广西植物，39(2): 170-177.]

TU HR, LI JF, LIU RH, et al.， 2019, Spatial distribution patterns and association of *Loropetalum chinense* population in karst hills of Guilin，Southwest China[J]. Chin J Appl Ecol, 30(8): 2621-2630. [涂洪润，李娇凤，刘润红，等，2019. 桂林岩溶石山檵木种群空间格局及其关联性[J]. 应用生态学报，30(8): 2621-2630.]

TU TR, LI JF, YANG LT, et al.，2019. Interspecific associations of the main tree populations of the *Cyclobalanopsis glauca* commu- nity in Karst hills of Guilin，Southwest China[J]. Chin J Appl Ecol, 30(1): 67-76. [涂洪润，李娇凤，杨丽婷，等，2019. 桂林岩溶石山青冈群落主要乔木树种的种间关联[J]. 应用生态学报，30(1): 67-76.]

WANG BS, LI MG, PENG SL, 1995. Acta populations[M]. Guangzhou: Sun Yat-Sen University Press: 198-209. [王伯荪，李鸣光，彭少麟，1995. 植物种群学[M]. 广州：中山大学出版社：198-209.]

WANG BS, PENG SL, 1985. Studies on the measuring techniques of interspecific association of the lower subtropical evergreen-broadleaved forest. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association[J]. Acta Phytoecol Geobot, 9(4): 274-285. [王伯荪，彭少麟，1985. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究——Ⅰ.种间联结测式的探讨与修正[J]. 植物生态学与地植物学丛刊，9(4): 274-285.]

WANG WJ, ZHANG M, LIU FD, et al.，2007. Species association in tropical montane rain forest at two successional stages in Diaoluo Mountain of Hainan Island [J]. Biol Div Sci, 15(3): 257-263. [王文进，张明，刘福德，等，2007. 海南岛吊罗山热带山地雨林两个演替阶段的种间联结性[J]. 生物多样性，15(3): 257-263.]

XU MH, LIU M, ZAI DT, et al.，2016. A review of contents and methods used to analyze various aspects of plant interspecific associations[J]. Acta Ecol Sin, 36(24): 8224-8233. [徐满厚，刘敏，翟大彤，等，2016. 植物种间联结研究内容与方法评述[J]. 生态学报，36(24): 8224-8233.]

YANG CY, LIU SF, YU LF, 2010. Interspecific associations of dominant tree species with restoration of a karst forest[J].J Zhejiang For Coll, 27(1): 44-50. [杨春玉，刘绍飞，喻理飞，2010. 喀斯特森林恢复过程中优势乔木树种种间联结性分析[J]. 浙江林学院学报，27(1): 44-50.]

YANG Q, ZHOU J, TAO C, et al.， 2014. Hainan Island Tongguling tropical evergreen monsoon elfin forest 2 successional stages of the interspecific association of the comparative study[J]. Chin Agric Sci Bull, 30(22): 8-15. [杨琦，周婧，陶楚，等，2014. 海南岛铜鼓岭热带常绿季雨矮林 2 个演替阶段的种间联结性对比研究[J]. 中国农学通报，30(22): 8-15.]

ZENG ZX, LIU XL, Wang KL, et al.， 2011. Litter standing biomass and water-holding characteristics in typical primary and secondary forests in karst region of northwest Guangxi[J]. Chin J Ecol, 30(7): 1429-1434. [曾昭霞，刘孝利，王克林，等，2011. 桂西北喀斯特区原生林与次生林凋落物储量及持水特性[J]. 生态学杂志，30(7): 1429-1434.]

ZHANG GG, WANG DX, ZHANG MX, et al.， 2015. Interspecific association and correlation of main species in the succession process of pine oak forest community on the South-facing slopes in Qinling Mountain[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 35(8): 1657-1668. [张

岗岗，王得祥，张明霞，等，2015. 秦岭南坡松栎林群落演替过程中种间联结性和相关性研究[J]. 西北植物学报，35(8): 1657-1668.]

ZHANG JT, 2018. Quantitative ecology: Version 3[M]. Beijng: Science Press: 151-154. [张金屯，2018. 数量生态学 3 版[M]. 北京：科学出版社：151-154.]

ZHANG YF, XIE WD, DENG RY, et al., 2019. Community diversity and Interspecific association of coastal natural forest in Guangxi[J]. Guangxi For Sci, 48(1): 39-45. [张艺帆， 谢伟东，邓荣艳，等, 2019. 广西海岸带天然林群落多样性及种间联结性[J]. 广西林业科学，48(1): 39-45.]

ZHANG YJ, MA JM, SU J, et al.， 2019. Model construction and its above-ground biomass allocation across successional stages of *Loropetalum chinense* communities in Karst hills of Guilin[J]. Guihaia, 39(2): 161-169. [张雅君，马姜明，苏静，等，2019. 桂林岩溶石山檵木群落不同恢复阶段地上生物量模型构建及分配格局[J]. 广西植物，39(2): 161-169.]

ZHANG ZH, HU G, 2011. Interspecific relationships of dominant species in *Cyclobalanopsis glauca* community in karst mountain area[J]. Ecology and Environmental Sciences, 20(8-9): 1209-1213.[张忠华，胡刚，2011. 喀斯特山地青冈栎群落优势种的种间关系分析[J].生态环境学报，20(Z2): 1209-1213.]

ZHANG ZH, HU G, ZHU JD, et al.， 2010. Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China[J]. Ecol Res, 25(6): 1151-1160.

ZHANG ZH, LIANG SC, HU G, 2007. Interspecific relationships among main species of *Cinnamomum burmannii* community on karst hills of Guilin[J]. Mt Res, 25(4): 475 -482. [张忠华，梁士楚，胡刚，2007. 桂林喀斯特石山阴香群落主要种群的种间关系[J]. 山地学报，25(4): 475-482.]

ZHAO Y, JIN H, HANG L, et al.， 2018. Spatial distribution pattern and Interspecific association analysis of *Thuja koraiensis* population[C]. //E3S Web of Conferences. EDP Sciences, 53: 03054.

JIANG GS, LIU J, XU L, et al.， 2015. Intra and interspecific interactions and environmental factors determine spatial temporal species assemblages of rodents in arid grasslands [J]. Landscape Ecol, 30 (9): 1643-1655.